云 南 植 物 研 究 1992; **14** (3): 307—313
Acta Botanica Yunnanica

亚热带季风阔叶林罗伞和桃金娘光合作用对水分胁迫的反应

孙谷畴

(中国科学院华南植物研究所，广州 510650)

摘要 叶片水势（ψ）为−1.2MPa 的桃金娘叶片光合速率（PN，$\mu mol.m^{-2}s^{-1}$）与光强（PAR，$mmol.m^{-2}s^{-1}$）关系曲线的最初直线部分 PN＝2.13+17.96 PAR，r^2＝0.89。当 ψ 降至−2.0MPa，相当关系为 PN＝0.37+15.49 PAR，r^2＝0.9。最大 PN 降低 43.7%。罗伞叶片 ψ 从−1.06MPa 降至−1.9MPa，最大 PN 降低 69.6%，较桃金娘大。桃金娘叶片有较高气孔传导率（g，$mmol.m^{-2}s^{-1}$）。ψ 降低引起桃金娘叶片 g 的降低较罗伞少。叶片 ψ 降低使 PN 与细胞间 CO_2 浓度（Ci，$\mu l.l^{-1}$）关系曲线的直线部分斜率变小。低 g 和当 Ci 高于外界 CO_2 浓度时表现低羧化能力，可能是罗伞光合速率低的原因。自然林被破坏后，土壤和空气水分状况变化可能在林分更替中起作用。

关键词 桃金娘；罗伞；光合速率；水分胁迫；植物演替

THE RESPONSES OF PHOTOSYNTHESIS ON WATER STRESS IN LEAVES OF ARDISIA QUINQUEGONA AND RHO–DOMYRTUS TOMENTOSA OF SUBTROPICAL MONSOON BROAD–LEAVES FOREST

SUN Gu–Chou

(*South China Institute of Botany, Academia Sinica*, Guangzhou 510650)

Abstract Photosynthetic rate in leaves of *Rhodimyrtus tomentosa* decreased by 43.7% as leaf water potentential declined from −1.25 MPa to −2.0 MPa at lower light intensity. The relationship between photosynthetic rate (*PN, $\mu mol.m^{-2}s^{-1}$) and light intensity (PAR, m mol · $m^{-2}s^{-1}$) was PN＝2.13+17.96 PAR, r^2＝0.89 in leaves of Rhodomyrtus tomentosa* with leaf water potential −1.25 MPa. While the correspondencing relationship was PN＝0.37+15.49 PAR, r^2＝0.9 as leaf water potential decreased to −2.0 MPa. *Ardisia quinquegona* had lower photosynthetic rate and it decreased by 69.6% as leaf water potential declined from −1.06 MPa to −1.9 MPa

More of the higher stomotal conductance was presented in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* as comparied with that *Ardisia quinquegona*. Lower photosynthesis in leaves of *Ardisia quinquegona* might attribute to decreasing stomotal conductance as lower leaf water po-

1990年12月收稿，1991年3月定稿。

tential developed.

Photosynthesis decreased in leaves of these shrubs as leaf / air water vapor gradient (△W) increased and the decrease of water use efficiency in leaves of *Ardisia quinquegona* with leaf water potential by −1.9 MPa as △W was higher than that of *Rhodomyrtus tomentosa*. The changes of water conductance in soil and atmosphere after the damage of the natural forest might induce the development of water stress in plants and it might be determine the succession of plants in forest site.

Key words *Rhodomyrtus tomentosa; Ardisia quinquegona;* Photosynthetic rate; Water stress; Plant succession

广东鼎湖山自然保护区的亚热带季风阔叶林已有400年以上的历史，是接近地带性气候顶极的类型。荷木—黄果厚壳桂（*Schima superba–Cryptocarya concinna*）群落是主要植物群落。这一群落的植物种类多，冠层繁茂，覆盖度大。它可分为乔木层、灌木层和草木层。攀援植物分布在不同高度层次。对400m^{2}样方内植物的密度和多样性已作过调查[1]。上层乔木有锥栗（*Castanopsis chinensis*）、厚壳桂（*Cryptocarya chinensis*）、黄果厚壳桂（*C. concinna*）和华润楠（*Machilus chinensis*）等，覆盖度达80—90%。灌木层的覆盖度达60—70%。森林群落极其复杂和多样，是目前保存较完好的自然林。但由于历史的原因，部分林地已被砍伐和破坏，代之以自然次生林。自然林的乔木已荡然无存，原来的林下灌木如罗伞（*Ardisia quinquegona*）及其幼树亦不存在，代之以桃金娘（*Rhodomyrtus tomentosa*）、三叉苦（Evodra lopta）和马尾松（*Pinum massoniana*）等。自然林林下植物罗伞长期适应林下荫蔽的环境条件，它能有效地利用林下有限的光能，在低光强下有较高的光合量子效率[2]。但它对变化着的环境条件和可能由于季节性干旱引起水分亏缺的反应如何；作为进入受干扰和被破坏林地的植物，桃金娘对水分状况变化的反应，仍所知甚少。研究这两种灌木光合作用对水分胁迫的反应，将有助于阐明这些植物对环境的适应性和生理反应，及阐明它们与林分演替的关系，这将具有一定理论及实际意义。

材料和方法

罗伞采自自然林，桃金娘采自自然次生林。广东鼎湖山自然保护区地处南亚热带，北纬23°08′，东112°35′。7月份自然林的日间最高气温为28.5℃，昼夜最大温差为5.5℃，林内光强很低，仅为0.01mmol·m^{-2}s^{-1}。而自然次生林的日间最高气温达31.8℃，中午时光强达0.8mmol·m^{-2}s^{-1}。植物采集后移至美国犹他大学热带植物温室。植株盆栽在人工混成土壤中。自然光照，每天浇水至田间最大持水量，室温26℃，日间空气相对湿度为60%—80%。每周浇灌1/2稀释的Hoagland溶液。干旱处理开始时停止浇水，并以PMS气压室（PMS Instruments, Corvallis, Oregan）法监测叶片水势变化，连体叶片光合速率和蒸腾速率的测定采用Ehleringer[4]方法。测定时所用的光源为100WHID灯（400—700nm）。通过在光源与叶室间加上铁丝网，以改变光强，以LI—COR 185辐射仪测定叶片受光部位的光强。通过改变进入叶室的气流相对湿度以调节叶片/空气水蒸汽压陡度。改变进入气流的CO_2浓度以测定叶片光合速率随细胞间CO_2浓度变化的改变。所得各

项数据，根据 Von Commerer 和 Farquhar [5] 公式进入 Camodore 64 型计算机进行程序处理。

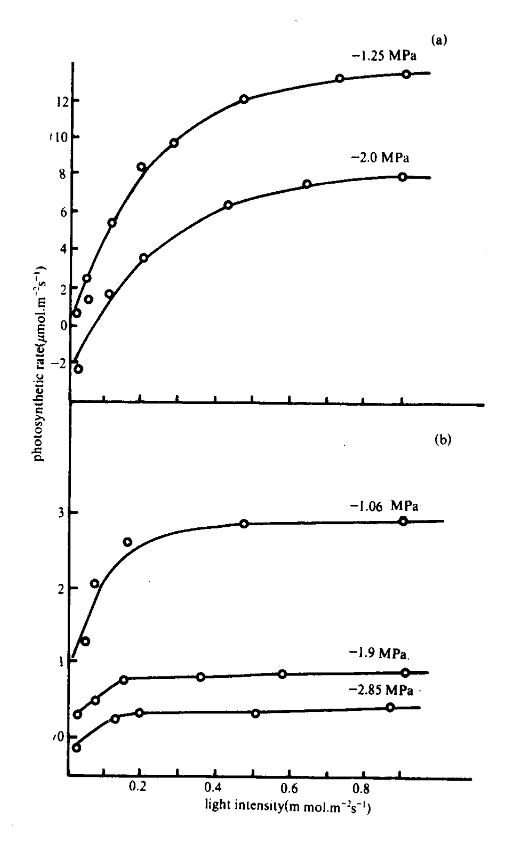


图 1. 不同叶片水势的桃金娘(a)和罗伞(b)叶片光合速率对光强的反应

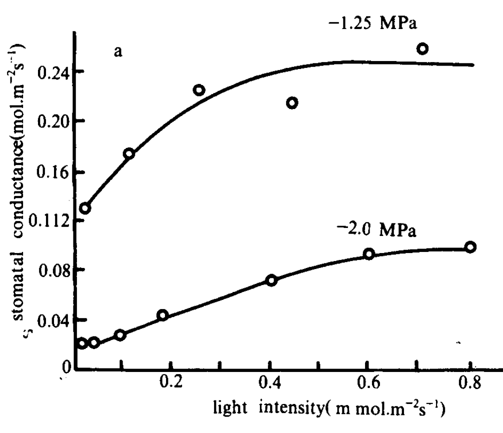
Fig. 1 The responses of photosynthetic rate in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa*(a) and *Ardisia quinquegona* (b) on light intensity

结　果

1.叶片水势降低时两种灌木光合速率对光强变化的反应

图 1 表明，叶片水势为−1.25±0.25MPa 的桃金娘叶片，在光强（PAR）为 0 至 0.7mmol · $m^{-2}s^{-1}$ 时，其光合速率（PN, μmol · $m^{-2}s^{-1}$）随 PAR 增高而增大，其关系为 PN=2.13+17.96PAR，r^2=0.89。在光强约 1.0m mol · $m^{-2}s^{-1}$，PN 达到最大值，光补偿点约 0.03m mol · $m^{-2}s^{-1}$。当叶片水势降低至 −2.0MPa，在较低 PAR（0—0.4m mol · $m^{-2}s^{-1}$）下，PN=0.37+15.49PAR，r^2=0.9。此时 PN 最大值明显地较叶片水势为 −1.25MPa 时低，PN 降低 43.7%，相当于叶片水势每降低 1MPa，PN 降低 7.8μ mol · $m^{-2}s^{-1}$。但两者的光饱和点相近似。叶片水势为−2.0MPa 的叶片，光补偿点略高，为 0.04m mol · $m^{-2}s^{-1}$。

在光强 0—0.25m mol · $m^{-2}s^{-1}$，叶片水势为−1.06MPa 的罗伞，其 PN 值随 PAR 增高而增大，PN=0.59+4.63PAR，r^2=0.78。约在光强 0.4m mol · $m^{-2}s^{-1}$ 时，PN 接近最大值。当叶片水势降至−1.9MPa 和−2.85MPa，



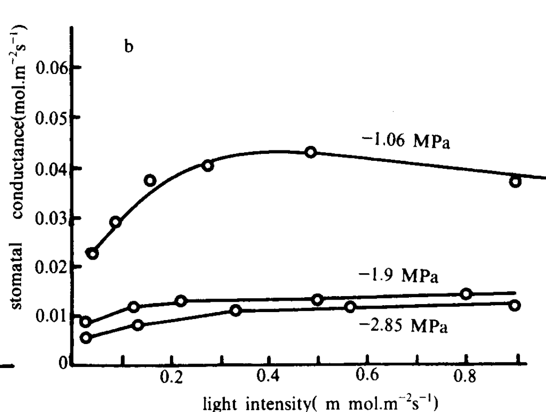


图2. 不同叶片水势的桃金娘（a）和罗伞（b）叶片气孔传导率对光强的反应

Fig.2 The respolses of stomatal conductance in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* (a) and *Ardisia quinquegona* (b) on the change of light intensity

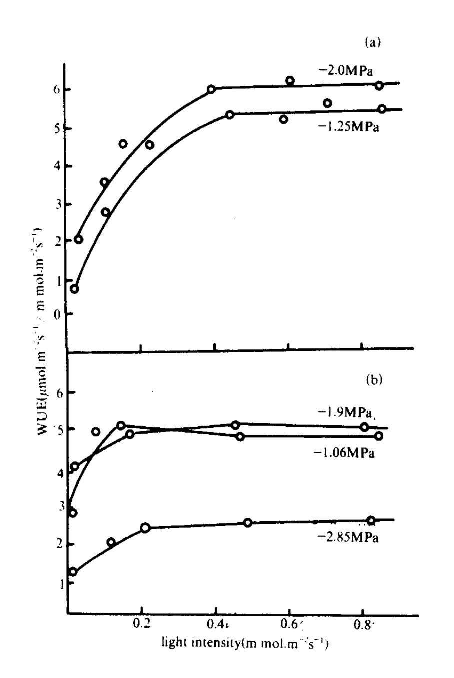


图3 不同叶片水势的桃金娘（a）和罗伞（b）的水分利用效率对光强变化的反应

Fig.3 The responses of water use efficiency (WUE) in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* (a) and *Ardisia quinguegona* (b) on the change of light intensity

PN更低。叶片水势从−1.06MPa降至−1.9MPa时，PN降低69.6%，较相近叶片水势降低的桃金娘大。由于桃金娘具有较高PN，当叶片水势降低引起PN降低时，仍保持较高PN数值。

叶片水势为−1.25MPa的桃金娘叶片，在光强0.7m mol·$m^{-2}s^{-1}$，气孔传导率达0.268m mol·$m^{-2}s^{-1}$。叶片水势从−1.25MPa降至−2.0MPa，气孔传导率降低66.4%。在光强约0.6m mol·$m^{-2}s^{-1}$，叶片水势为−1.06MPa的罗伞，其气孔传导率较相近叶片水势的桃金娘低。在光强0.7m mol·$m^{-2}s^{-1}$，叶片水势从−1.06MPa降至−1.9MPa，气孔传导率降低71.8%。叶片水势降低引起罗伞气孔传道率降低的百分率较桃金娘大（图2）。

光强低于0.4m mol·$m^{-2}s^{-1}$，叶片水势−1.25MPa的桃金娘叶片水分利用效率（WUE，μmol·$m^{-2}s^{-1}CO_2$吸收／m mol·$m^{-2}s^{-1}$水分散失）随光强增高而增大。叶片水势降低至−2.0MPa，最大WUE为6.2，而叶片水势−1.25MPa，光强为0.4m mol·$m^{-2}s^{-1}$时，WUE为5.6。在低光强下（0.2m mol·$m^{-2}s^{-1}$）叶片水势−1.06MPa罗伞叶片WUE为4.9。叶片水势较高时，两种灌木的WUE相近。在低叶片水势时，桃金娘有明显高的WUE（图3）。

2. 叶片水势降低时两种灌木光合速率对细胞间CO_2浓度的反应

图4表明，叶片水势为−1.25MPa时，桃金娘光合速率随细胞间CO_2浓度（Ci，μl·l^{-1}）增高而增大，PN（μmol·$m^{-2}s^{-1}$）和Ci关系曲线的最初直线部分的关系为PN＝−2.99+0.075Ci，r^2＝0.98。当Ci为450μl·l^{-1}时尚未达到PN最大值。当叶片水势降低至−2.0MPa，PN与Ci曲线的最初直线部分斜率降低（0.035）。约在Ci为320μl·l^{-1}时，PN达到最大。叶片水势为−1.06MPa的罗伞叶片，相应的PN与Ci关系的直线部分PN＝−0.56+0.015Ci，r^2＝0.96。当叶片水势为−1.9MPa，相应部分斜率为0.01。结果表明，Ci增高引起PN增大。桃金娘较罗伞高。

3. 叶片水势降低时两种灌木光合速率对叶片／空气水蒸汽压陡度变化的反应

图5表明，叶片水势−1.25MPa时，桃金娘PN随叶片／空气水蒸汽压陡度（△W，mbar／bar）增高而降低。在PN与△W关系中PN＝15.37−0.04△W。叶片水势降至−2.0MPa，相应关系为PN＝10.75−0.22△W，r^2＝0.98。叶片水势降低使PN降低，当△W增高，PN对△W更敏感，表现为PN随△W增高而降低。叶片水势降低使罗伞的PN降低，但PN随△W增高的变化较桃金娘小（图5a）。叶片水势降低使

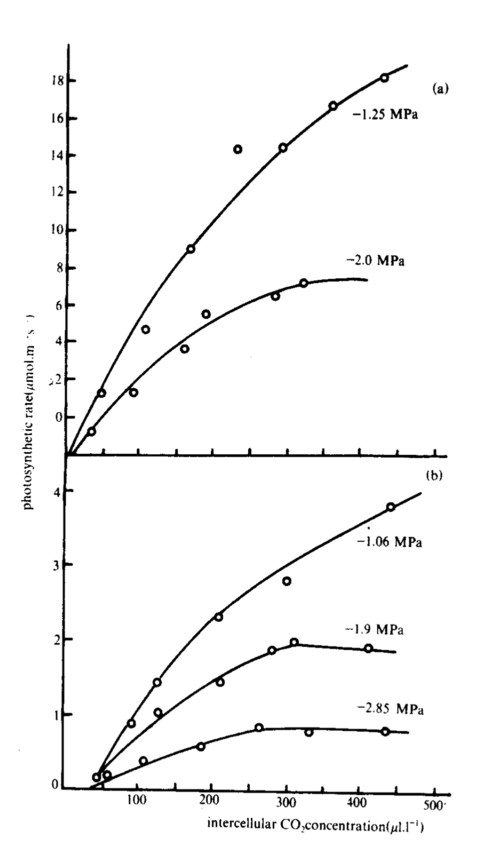


图 4. 不同叶片水势桃金娘 (a) 和罗伞 (b) 叶片光合速率对细胞间 CO_2 浓度变化的反应

Fig.4 The responses of photosynthetic rate in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* (a) and *Ardisia quinquegona* (b) on intercellular CO_2 concentration

WUE 增高，但随△W 增高，叶片 WUE 降低。△W 低于 20mbar／bar，PN 随△W 增高的变化较△W 高于 20mbar／bar 大。叶片水势-1.9MPa 的罗伞，其 WUE 随△W 增高的变化较桃金娘大（图 5b)。叶片水势降低使两种灌木蒸腾速率降低，但△W 增高使蒸腾速率增大。△W 增高使桃金娘叶片蒸腾速率的增高较罗伞大。叶片水势低时，蒸腾速率对△W 变化的反应较低（图 5c)。叶片水势-2.0MPa 时，可能由于气孔关闭，桃金娘的蒸腾速率随△W 增高变化较小。

讨　论

在自然林，林内光强极低，空气相对湿度较高，气温变幅小。由于植物长期对环境的适应，林下植物能有效地吸收和利用有限的光能，合成有机物。Pearcy 和 Calkin 指出，夏威夷的 C_3 乔木白桐树 *Claoxylon sandwicense* 的总日碳收获量有 60%是利用投落在叶片上的光斑的光能。这一植物有很低的呼吸速率[6]。我们的结果亦表明，罗伞有低的光补偿点[3]。当自然林被砍伐和破坏后，上层乔木层的覆盖消失，引起许多环境因素发生变化，如直接的太阳辐射较强，日夜间气温变幅增大。同时由于太阳辐射增高和风速增大，高的蒸腾需要量引起植物水分状况的明显变化。南亚热带地区出现的季节性干旱，又往往造成土壤水分亏缺和空气相对湿度低，从而造成植物的水分胁迫。林下植物如罗伞暴露在直接太阳辐射下，虽然在较高光强下，光合速率未见明显抑制，但光合速率很低。低的光合速率可能主要决定于植物种的特性。如细胞的羧化能力低和气孔扩散受限制，则植物光合速率较低。本文结果亦表明，罗伞具有低的气孔传导率。气孔传导率低必然限制了外界 CO_2 向细胞的扩散，细胞间的 CO_2 浓度低则限制光合的羧化作用（图 4)。罗伞具有较低的羧化能力，表现在细胞间 CO_2 浓度较外界 CO_2 浓度高时，光合速率仍较低。当叶片水势降低时，罗伞叶片光合速率明显地下降，主要是叶片水势降低引起气孔部分关闭，降低了气孔传导率；也可能部分限制了与羧化作用有关的酶活性和能量传递。图 4 表明，在细胞间 CO_2 浓度较高时，叶片水势低的叶片，其光合速率很低。叶片水势降低时，罗伞的水分利用效率亦较低。在干旱季节，土壤水分亏缺的同时，伴随着空气相对温度降低，叶片／空气水蒸汽压陡度增大。虽然在

叶片水势高时，罗伞光合速率对△W 增大的反应不甚敏感，但叶片水势降低时，这种敏感性增大，水分利用效率随△W 增大，降幅增大。较长期的干旱必然造成罗伞等存留的林下植物严重的水分胁迫。

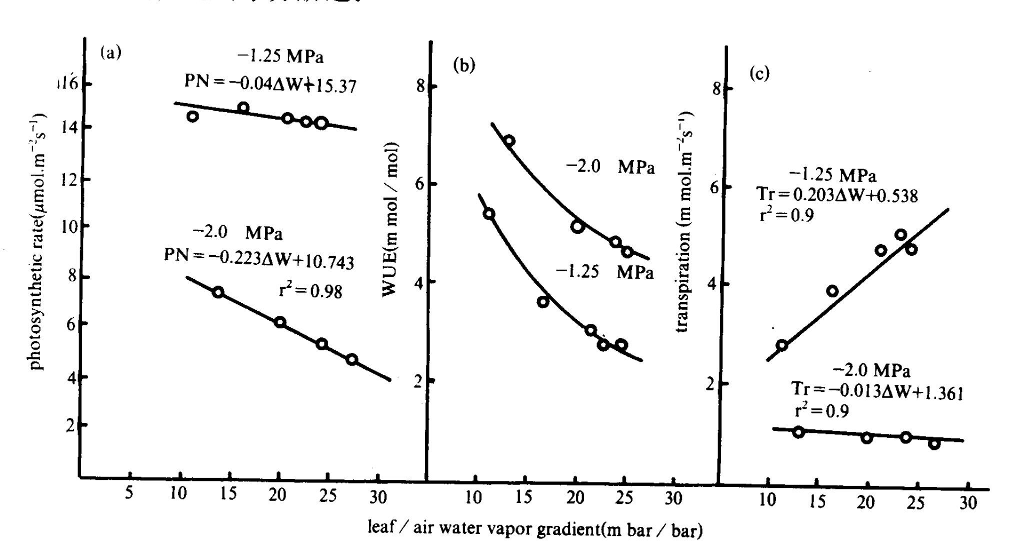


图5. 不同叶片水势的桃金娘叶片光合速率 (a)、水分利用效率 (b) 和蒸腾速率 (c) 对叶片／空气水蒸汽压陡度变化反应

Fig.5 The responses of photosynthetic rate (a), water use efficiency (b) and transpiration rate (c) in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* on leaf / air water vapor gradient

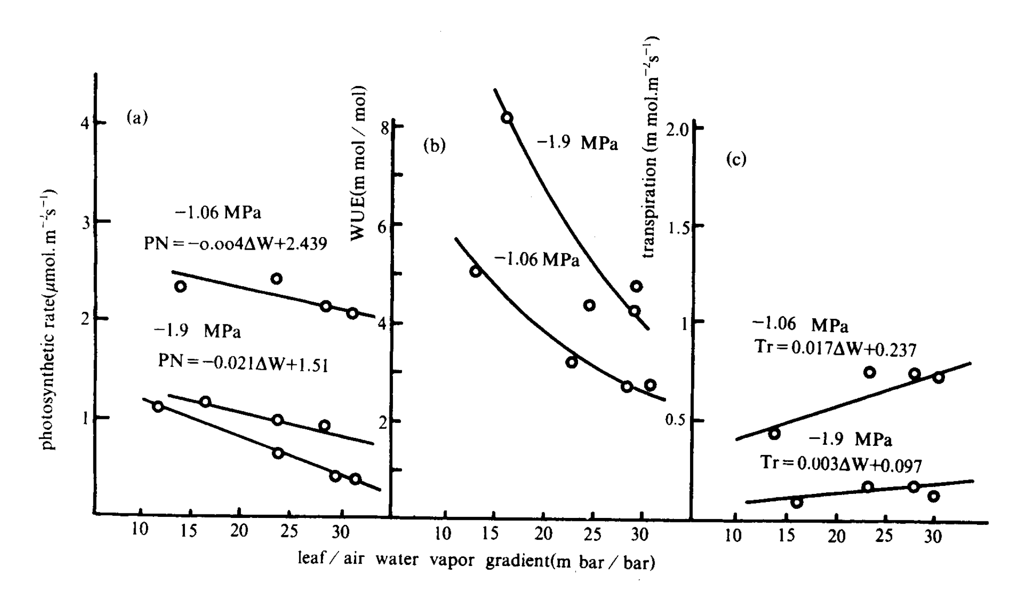


图6. 不同叶片水势的罗伞叶片光合速率 (a)、水分利用效率 (b) 和蒸腾速率 (c) 对叶片／空气水蒸汽压陡度变化反应

Fig.6 The responses of photosynthetic rate (a), water use efficiency (b) and transpiration rate (c) in leaves of *Ardisia quinquegona* on the change of leaf / air water vapor gradient

自然林被破坏后生境发生变化，在此生境的生活型是一些被动适应干旱的一年生植物。存留的罗伞等林下植物在此逆境下生长缓慢并逐步消失。桃金娘作为进入被破坏迹地的一种低矮灌木，由于它具有较高气孔传导率，光合速率亦较高，且它适于较高光强如 0.9m mol · $m^{-2}s^{-1}$。当叶片水势降低时，其光合速率仍明显较罗伞高。当叶片水势降至−2.0MPa，水分利用效率比叶片水势高（−1.25MPa）。虽然叶片水势降低的桃金娘光合速率对△W 增高敏感，但叶片能有效地控制和降低蒸腾速率，其水分利用效率仍较高。在叶片水势−2.0MPa 时，桃金娘水分利用效率随△W 增高的变化也较小。

自然林被破坏后，造成土壤和空气水分状况的明显变化。植物对水分胁迫的反应决定着林分的演替。而植物的这一反应是长期适应环境条件的结果。

参考文献

〔1〕王铸豪，何道泉等．鼎湖山自然保护区的植被．热带和亚热带森林生态系统，第1集．1982：71—141

〔2〕孙谷畴．亚热带季雨林植物罗伞气体交换对光质的反应．广西植物 1991；**7**（3）：239—243

〔3〕孙谷畴．亚热带季风阔叶林不同林地几种植物光合作用的比较研究．广西植物 1991；**11**（7）：51—57

〔4〕Ehleringer J R. Ecophysiology of Amaranthus palmeri, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia* (Berlin) 1982; **57:** 107—112

〔5〕Von Commerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biocehmistry of photosythesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 1981; 148: 376—387

〔6〕Pearcy R W, Calkin H C. Carbon dioxide exchange C_3 and C_4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 1983; **58:** 26—32